(Aus dem Laboratorium des Instituts für vergleichende Anatomie, Histologie und Embryologie der Universität Würzburg.)

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachier, insbesondere nach Untersuchungen an jüngeren Embryonen von Torpedo marmorata.

(Mit specieller Berücksichtigung des Kopfmesoderms und der Gefässentwicklung.)

Inaugural-Dissertation

verfasst und der

Hohen Medicinischen Fakultät

der

Königl. Bayer. Julius-Maximilians-Universität Würzburg

zur

Erlangung der Doktorwürde

in der

Chirurgie, Medicin und Geburtshülfe

vorgelegt von

J. Emmert,

approb. Arzt aus Berneck (Oberfranken).

ACAD. ING.D.BAT. BIBL.

Mit 1 Tafel und 38 Textfiguren.

Bonn,

Sonder-Abdruck aus dem Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte Band 56.

Verlag von Friedrich Cohen in Bonn.

1900.

Referent:

S. Excellenz Herr Geheimrat Prof. Dr. v. Kölliker.

Meinen

lieben Eltern

in Dankbarkeit gewidmet.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41549806_0055

Die Anregung zu den hier mitgetheilten Untersuchungen verdanke ich dem früheren Prosector des Instituts für vergleichende Anatomie, Histologie und Embryologie Herrn Dr. Sobotta. Demselben bin ich für die Ueberlassung des werthvollen Materials [1]), sowie für die freundliche Unterstützung bei Anfertigung der Untersuchungen zu Dank verpflichtet [1]).

Die Entwicklungsgeschichtliche Torpedomarmorata erschien aus mehreren Gründen einer näheren Untersuchung werth.

Embryonen, auch jüngere dieses Thieres sind zwar nicht gerade selten, aber doch weit weniger häufig als diejenigen von Torpedo ocellata. Daraus erklärt es sich wohl, dass, so viel mir bekannt ist, noch keine Stadienbeschreibungen solcher Embryonen vorliegen. Ferner gewann Torpedo marmorata noch dadurch an Interesse, dass Dohrn (5) vor etwa 9 Jahren eine vorläufige Notiz hat erscheinen lassen, in der er mittheilt, dass

---

1) Das Material wurde von Herrn Dr. Sobotta auf der Zoologischen Station zu Neapel gesammelt. Derselbe lässt durch mich sowohl der Leitung dieses Instituts für die Bemühungen bei Beschaffung des Materials als auch der Gräfin Bosestiftung in Berlin für das von ihr Herrn Dr. Sobotta bewilligte Reisestipendium seinen Dank aussprechen.

Embryonen der Torpedo marmorata im Stadium F nach Balfour (2) eine sehr grosse Zahl echter Urwirbel im Kopftheil besässen, welche sich bis in die Prämandibularregion erstrecken sollten. Endlich kommt in Betracht, dass Keime und Embryonen von Torpedo marmorata viel grösser sind und viel übersichtlichere Verhältnisse zeigen, als gleichweit entwickelte von ocellata.

Material und Methode.

Die untersuchten Embryonen von Torpedo marmorata waren zwei Mutterthieren entnommen worden. Das eine Thier enthielt ganz junge (ungefähr Stadium D Balfour's entsprechend), das andere etwas ältere Embryonen, doch waren die einzelnen Individuen jeder Gruppe im Grad der Entwicklung ziemlich verschieden, so dass ich eine einigermaassen zusammenhängende Reihe von Stadien zur Verfügung hatte.

Die Embryonen waren theils mit Platinchloridsublimat nach Rabl, theils mit Sublimat unter ca. 10% Eisessigzusatz konservirt. Die erste Konservirung ergab weit bessere Resultate. Die mit Platinchloridsublimat behandelten Thiere waren zumeist bereits mit Alaunkochenille im Stück gefärbt. Die mit Sublimat-Essigsäure konservirten färbte ich theils mit Boraxkarmin im Stück, theils mit Böhmer'schem Hämatoxylin (Schnittfärbung).

Vor der Stückfärbung und Einbettung (Paraffin) wurden die Embryonen bei 15 facher Vergrösserung im auffallenden Licht von Herrn Dr. Sobotta photographirt.

Die Schnittdicke betrug in allen Serien 10 μ. Von Torpedo marmorata wurden nur Querschnitte angefertigt, da die meisten Embryonen für Längsschnitte ungeeignet waren.

Meine Beschreibung stützt sich hauptsächlich auf 4 Embryonen der Torpedo marmorata aus den Stadien D, F, G und H Balfour's.

Ich werde diese 4 Embryonen mit den Ziffern I, II, III, IV bezeichnen.

Die übrigen untersuchten Embryonen waren theils gleichaltrig, theils zeigten sie nur geringe nicht besonders erwähnenswerthe Altersabweichungen.

Die Oberflächenbilder der Embryonen sind auf Tafel XX abgebildet, und zwar dienten die Photographien derselben un-

mittelbar als Grundlage für die Abbildungen. Die Photographie von I zeigte wenig Details, da dieser Embryo erst nach der Stückfärbung (mit Alaunkochenille) photographirt wurde, was der rothen Färbung wegen trotz Verwendung rothempfindlicher Platten nicht besonders gut gelang [1]). Bei jedem der 4 Embryonen werde ich angeben, wie viel Schnitte die betreffende Serie enthielt, ferner bei jeder Textfigur den wievielten Schnitt der Serie sie darstellt.

Vor Einbettung und nach der Färbung wurden sämmtliche Embryonen in durchfallendem Licht unter dem Mikroskop betrachtet und skizzirt.

Stadienbeschreibung der Embryonen I—III nebst Bemerkungen über Kopfmesoderm und Gefässbildung.

Embryo I = Stadium D Balfour-Ziegler (1).

Der jüngste Embryo von Torpedo marmorata, von dem ich eine vollständige Serie besitze, entspricht dem Stadium D nach Balfour (2)-Ziegler (35) und war vor der Einbettung 2,3 mm lang.

Das Oberflächenbild (Fig. 1, Tafel XX) zeigt folgendes: Die Medullarrinne ist im grössten Theile ihrer Länge weit offen. Nur am hinteren Ende des vorderen Drittels liegen die beiden Medullarfalten auf eine kurze Strecke hin einander an. Von dieser Stelle aus divergiren sie stark nach vorne, schwächer nach hinten. Am vordersten Ende des Embryos nähern sich die Medullarfalten nochmals sehr stark.

Eine Krümmung des Kopftheils ist nicht vorhanden. Das Hinterende des Embryos ragt frei über die Keimscheibe hinaus. Durch eine flache Inzisur ist der überragende Theil unvollständig in 2 Schwanzlappen getheilt.

Die Zahl der deutlich abgegrenzten Urwirbel beträgt 10. Die Zählung habe ich sowohl am unzertheilten Embryo bei durchfallendem Licht vorgenommen als auch an der Querschnittserie controlirt. Beide Methoden ergaben dieselben Resultate, auch zeigt die bei durchfallendem Licht angefertigte Skizze des noch

1) Ueber die Technik der Aufnahmen siehe Sobotta, Ueber die Verwerthung von Mikrophotographien etc. Intern. Photogr. Monatsschrift für Medicin. München 1899.

nicht geschnittenen Embryos den vordersten Urwirbel an derselben Stelle, an welcher er nach den an der Querschnittserie angestellten Beobachtungen liegen muss.

Vor dem ersten dieser 10 deutlich abgegrenzten Urwirbel findet man bei Durchsicht der Serie eine ganze Reihe im dorsalen Theil des Mesoderms gelegener Höhlen. Dieselben sind in diesem Stadium jedenfalls noch von echten Urwirbeln deutlich zu unterscheiden, so ähnlich die betreffenden Höhlungen auch echten Urwirbelhöhlen sind.

Nach Sewertzoff (27) würden sie später noch zu echten Urwirbeln werden, da die Bildung neuer Urwirbel nach diesem Autor nicht nur cadualwärts fortschreitet, wie dies allgemein angenommen wird, sondern auch rostralwärts.

Die ersten 28 Schnitte der Serie I bestehen aus zwei getrennten Hälften, deren jede einen Querschnitt durch eine der beiden Medullarfalten repräsentirt. Die Medullarfalten überragen also den übrigen Theil des Embryokörpers nach vorne beträchtlich weit. In Figur 1 ist der 25. Schnitt abgebildet. Die Aus-

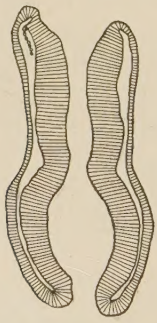


Fig. 1. Schnitt 25. Vergr. 25 mal.

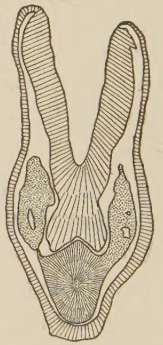


Fig. 2. Schnitt 37. Vergr. 25 mal.

buchtung des ventralen Theils ist die Anlage der Augenblase, wie sich durch Vergleich mit den folgenden Stadien ergiebt. Ziegler (34) erwähnt die Anlage der Augenblase bei Torpedo ocellata erst im Stadium F; Stadium E befindet sich nicht unter den von ihm beschriebenen.

Auch die Anlage der Nervenleiste ist in Figur 1 (wenigstens links) deutlich zu sehen. Sie besteht aus einer Reihe von Zellen, welche von dem oberen Ende der Medullarrinnenwand sich ventralwärts erstrecken. Diese Zellreihe ist links bis zum 33. Schnitt zu verfolgen.

Fig. 2 zeigt den 37. Schnitt. Es ist dies einer der ersten, welcher Entoderm und Mesoderm enthält.

Das Entoderm lässt von seinem kranialen Ende an Darmentoderm und Chorda-Anlage unterscheiden. Letztere sitzt dem Darmentoderm als eine mediane Erhebung breit auf. Das Darmentoderm enthält an dieser Stelle kein Lumen, vielmehr liegt das Vorderende der Darmhöhle ziemlich weit von Fig. 2 entfernt.

Das Mesoderm präsentirt sich in genanntem Querschnitt in Gestalt zweier flügelartiger Fortsätze, welche dorsal und lateral vom Entoderm liegen. Rechts steht das Mesoderm mit dem Entoderm in Verbindung, links erfolgt diese Vereinigung erst im caudalwärts sich anschliessenden Schnitte. In den cranialwärts von Fig. 2 liegenden Schnitten sind Mesoderm und Entoderm ganz getrennt.

In dem zwischen Fig. 2 und Fig. 3 liegenden Theile der Serie wird die Verbindung des Mesoderms mit dem Entoderm zunächst breiter, das Mesoderm dehnt sich weiter ventralwärts entlang der lateralen Seite des Entoderms aus. Der Zusammenhang der beiden Keimblätter findet indessen nur längs einer ziemlich kurzen Strecke statt, er endet am rostralen Ende der Darmhöhle. Das Mesoderm wird dabei schnell schmäler, besonders in seinem ventralen Theil, und gewinnt so die Gestalt, in welcher wir es in Fig. 3 erblicken.

Die rostral vom Vorderende des Darmkanales liegenden Querschnitte des Mesoderms enthalten eine Anzahl Lumina, deren Anordnung im Allgemeinen der der Hohlräume in den Figuren 9—15 in Dohrn's (5) „XV. Studie zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers“ sehr ähnlich ist. Es gehört nun dieser Mesodermabschnitt der mandibularen und prämandibularen Region an. Vergl. Sewertzoff (27) S. 224 ff., sowie Ziegler (34), welcher ein Oberflächenbild des von Sewertzoff untersuchten Stadiums D der Ocellata giebt.

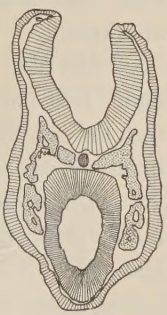


Fig. 3. Schnitt 48. Vergr. 25 mal.

In der Mandibulargegend der T. ocellata entwickelt sich nach Sewertzoff (27) eine dorsale Kopfhöhle, die Mandibularhöhle. Diese gewinnt bald eine eigenthümliche Form, indem sie sich in eine Haupthöhle und 2 Divertikel gliedert. Die Wände der

mandibularen Höhle gehen ventralwärts in das Kieferbogenmesoderm über.

Später als die dorsale und mandibulare entsteht die prämandibulare Höhle, hinter der mandibularen liegt die supraspirakulare, welche sich ihrerseits früher als die mandibulare anlegt.

Diese Ergebnisse Sewertzoff's (26, 27) stimmen mit den Angaben Dohrn's (5) und Killian's (13) nicht überein. So behauptet Dohrn in der XV. Studie das Vorhandensein von 4 prämandibularen Segmenten (*u*, *v*, *w*, *x* bei Dohrn). Sewertzoff weist nun (27) nach, dass erstens die 4 „prämandibularen" Somiten Dohrn's der Mandibularzone zugehören; zweitens, dass die Gebilde, welche Dohrn (5) auf seinen Figuren 4, 5, 6, 7 als Sagittalschnitte dieser 4 „Somiten" abbildet, gar nicht selbstständige Formationen sind, sondern nur Schnitte theils durch die Haupthöhle (*u*), theils durch die Divertikel (*x*) der dorsalen Mandibularhöhle, theils auch durch Erweiterungen der Mandibularbogenhöhle (*v*, *w* Dohrn's). Sewertzoff identfizirt also Dohrn's vier prämandibulare Somiten mit der Mandibularhöhle; die wahre prämandibulare Höhle hat Dohrn nach ihm wahrscheinlich nicht gesehen (27).

Killian (13) beschreibt 3 mandibulare Somiten, welche Sewertzoff (27) ebenfalls zu seiner mandibularen Höhle reduzirt, da er die Grundsätze, nach welchen Killian die Zertheilung des mandibularen Mesoderms in Somiten vornimmt, nicht anerkennt.

Bei der von mir untersuchten Torp. marm. mit 10 Urwirbeln finde ich nun im mandibularen Mesoderm eine grosse Höhle, welche mit der dorsalen mandibularen Kopfhöhle Sewertzoff's in allem übereinstimmt.

Durch Rekonstruktion auf Millimeterpapier überzeugte ich mich, dass die von mir gefundene Höhle aus einem ventralen Haupttheil und einem dorsalen Divertikel, dessen oberes Ende caudalwärts umgebogen ist, besteht. — Ventral- und caudalwärts setzt sich die Höhle in eine ventrale mandibulare Kopfhöhle fort. Der Querschnitt der letzteren ist auf Fig. 3 am ventralen Ende der Seitenplatte noch zu sehen. Die mandibulare Kopfhöhle der Torpedo marmorata bildet sich also etwas früher aus als die der Torpede ocellata (vergl. Sewertzoff, 27). Da die mandibulare dorsale Kopfhöhle bei der Torp. marm. von 10 Urwirbeln schon

gut entwickelt ist, so müssen, wenn Sewertzoff's Annahmen über die Segmentirungsvorgänge im dorsalen Mesoderm richtig sind, die caudal zwischen ihr und dem ersten gut abgegrenzten Urwirbel gelegenen Somiten, bezw. Segmente ebenfalls schon angelegt sein. Ich kann in der That zwischen der Mandibularhöhle und dem ersten nach vorn und hinten gut abgegrenzten Urwirbel mindestens 6 Hohlräume im dorsalen Mosoderm zählen, von denen die weiter hinten gelegenen ziemlich geräumig und von concentrisch gestellten Zellen begrenzt sind (s. o. pag. 462).

Der Versuch, den Bau des vorderen Mesoderms noch näher zu untersuchen, dürfte bei einer Querschnittserie auf unüberwindliche Schwierigkeiten stossen; ich verlasse daher dieses Thema, wobei ich nur noch kurz erwähnen will, dass auch eine zweite ventrale Kopfhöhle in dem vorliegenden Stadium schon vorhanden ist. Ihren Querschnitt finden wir in Fig. 3 beiderseits dorsal von dem der ersten ventralen Kopfhöhle.

Den übrigen Theil der Serie will ich an der Hand der Textfiguren kurz beschreiben. Dieselbe enthält weder für die Verhältnisse des Kopfmesoderms noch über Gefässbildung Bemerkenswerthes. Bei Fig. 3 habe ich noch darauf aufmerksam zu machen, dass der ventrale Theil des Darms in einer tiefen Ausbuchtung der unteren Körperwand liegt, ein Verhältniss, welches sich auch weiter vorne bis fast zum Ende des inneren Keimblattes findet (Fig. 2). — Einige Schnitte hinter Fig. 3 verschwindet die Ausbuchtung.

Die der Kiemenregion entsprechende Erweiterung des Darms ist an den auf Fig. 3 folgenden Schnitten leicht nachzuweisen.

Figur 4 liegt einige Schnitte hinter der Vereinigungsstelle des inner- und ausserembryonalen Ektoderms. Die Medullarrinne ist beträchtlich seichter und schmäler geworden, ihr dorsaler Eingang ist sehr eng. Nicht weit vor Figur 4 liegen die Medullarfalten auf eine kurze Strecke mit ihren Firsten einander an. Die kleinen Lumina im ventralen Mesoderm der Fig. 4 sind Querschnitte durch das Vorderende des Coeloms. In der cranial von Figur 4 gelegenen Parthie des ventralen Mesoderms finden sich eine Anzahl

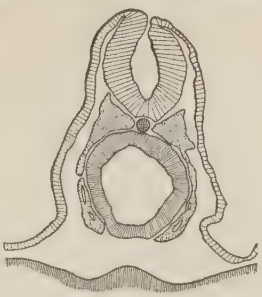


Fig. 4. Schn. 82. Vgr. 25 mal.

kleiner unregelmässiger Hohlräume, welche mit dem Coelom nicht in Verbindung stehen.

Die kleine mediale Erhebung auf dem Dotter in Fig. 4 ist ein Querschnitt durch den ventralen Theil der Darmrinne, und es findet denn auch wenige Schnitte hinter Fig. 4 die Vereinigung mit dem innerembryonalen Entoderm statt. Eine Verschmelzung der beiden Seitenplatten vor der vorderen Darmpforte besteht in diesem Stadium noch nicht.

Die Gestalt des Darmquerschnitts ist in dem hinter der Darmpforte gelegenen Theil des Embryos zunächst die in Fig. 5 abgebildete. Den Boden des breiten ventralen Theils bildet eine Lage cubischer Epithelzellen. Ueber diesem ventralen Theil des Darmes liegt ein schmales Mittelstück, dem sich der rundliche dorsale Abschnitt anschliesst; in die beiderseitig so entstehende Bucht legt sich ein Theil des Coeloms.

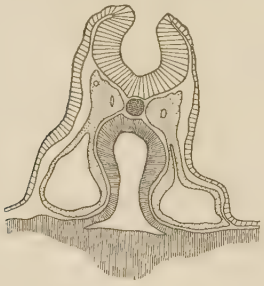


Fig. 5. Schnitt 105. Vergr. 25 mal.

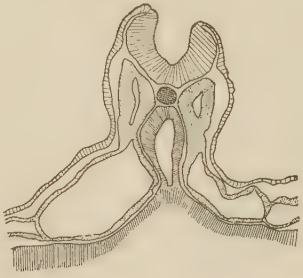


Fig. 6. Schnitt 129. Vergr. 25 mal.

Figur 5 geht durch den vorderen Theil des am weitesten cranial gelegenen der 10 völlig isolirten Urwirbel.

Das Coelom nimmt caudalwärts an Grösse schnell zu, indem es sowohl breiter wird, als sich auch immer weiter dorsal erstreckt. Entsprechend der Verbreiterung des Coeloms wird der Darm immer schmäler, besonders in seinem dorsalen und ventralen Abschnitt. Die Folge davon ist, dass die Gliederung des Darmquerschnitts in drei verschieden breite Abschnitte sich verliert (s. Fig. 6).

Fig. 6 stellt einen Schnitt dar, welcher etwa in der Mitte des Embryos liegt und beiderseits die Höhle des 3. Urwirbels trifft. Etwa 10 Schnitte vor Fig. 6 vereinigen sich peristomales und gastrales Mesoderm. Das Coelom besitzt in Fig. 6. schon nicht mehr die Ausdehnung, wie in den cranialwärts davon

liegenden Schnitten. Von Fig. 6 an wird es caudalwärts sehr schnell schmäler. An manchen Stellen berühren sich Splanchnopleura und Somatopleura schon, so dass im Querschnitt ringförmige Gebilde entstehen, wie sie z. B. Fig. 7 aufweist. In Fig. 8 ist das Coelom verschwunden. Der Darm ist beträchtlich breiter und niedriger geworden, unten ist er jetzt nicht mehr vom Epithel abgeschlossen, sein Boden wird vom Dotter gebildet. Die Medullarrinne konnte, wie das Oberflächenbild zeigt, am nicht eingebetteten Thier unmöglich so flach sein, wie sie Fig. 8 und 9

Fig. 7. Schnitt 136. Vergr. 25 mal.

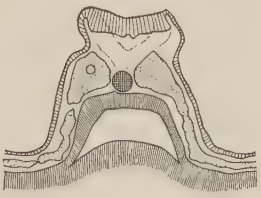


Fig. 8. Schnitt 194. Vergr. 25 mal.

abbilden, sie muss während der Einbettung etwas abgehoben sein [1]).

Figur 9. Der bestreffende Schnitt geht durch den frei über die Keimscheibe hinausragenden Theil des Embryos. Die Chorda beginnt, sich in eine Rinne des Darmentoderms einzusenken. Einige Schnitte weiter hinten verschmilzt der in der Rinne liegende Theil der Chorda mit dem Darmentoderm, noch weiter caudal verschwindet die Chorda ganz, und unmittelbar darauf erfolgt die

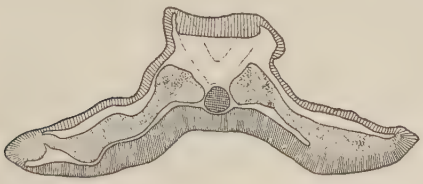


Fig. 9. Schnitt 220. Vergr. 25 mal.

Fig. 10. Schnitt 239. Vergr. 25 mal.

Theilung des Schnittes in zwei getrennte Hälften. Fig. 10 liegt gerade vor der Theilungsstelle, sie zeigt das Mesoderm mit dem Darmentoderm in Verbindung.

---

1) Die punktirte Linie dürfte die richtige Stellung andeuten.

Kopfmesoderm des Pristiurus von 11 Somiten.

Der an Längsschnitten untersuchte Embryo, an welchem ich die in Nachstehendem mitgetheilten Untersuchungen angestellt habe, gehört nicht mehr genau dem Stadium D Balfour's an, welchem nur 10 Somiten zukommen. Indessen unterscheidet sich der Embryo von 11 Urwirbeln äusserlich nicht von dem von 10 Urwirbeln, insbesondere besitzen beide genau die gleiche löffelförmige, flache Verbreiterung des vorderen Theiles des Centralnervensystems.

Balfour (2) bildet Querschnitte des Stadiums D auf Tab. IX seines Werkes ab.

Der vorderste Theil des Mesoderms ist nach ihm solide (Balfour (2) Tab. IX, Fig. 5), etwas weiter hinten, neben dem Vorderende des Darmlumens besitzt es eine geräumige Höhle (2. Tab. IX, Fig. 3 b), welche mit dem Coelom zusammenhängt. Nach Rabl (21, S. 231) setzt sich die von Balfour beschriebene Höhle durch ein schmales Uebergangsstück mit der Höhle des

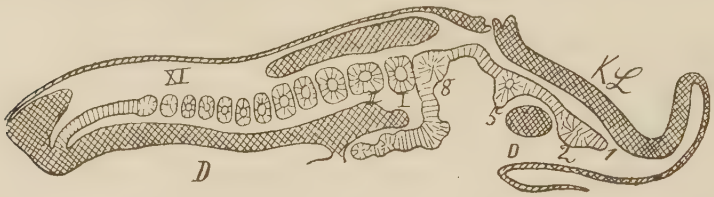


Fig. 11. Sagittalschnitt durch einen Pristiurus von 11 Somiten. Leitz Oc. I. Object. 3. *D* = Darmwand, *KL* = Kopflöffel, *I—XI* = Somiten, *1*, *2*, *5*, *8* siehe Text.

vordersten Urwirbels in Verbindung und kommunizirt mit dem schmalen Spalt zwischen den beiden Platten des Mesoderms. Das im Bereiche dieser Höhle gelegene Mesoderm zerfällt nun nach Rabl (21) in dem Stadium mit 22 Urwirbeln in 3 Theile. Der erste ist die 2. Kopfhöhle Balfour (2), der zweite die 3., der 3. Theil trennt sich nicht vollständig vom zweiten. Die erste Kopfhöhle Balfour (2) entsteht gesondert von den beiden anderen aus einem sichelförmigen Fortsatz des Mesoderms. Sie vereinigt sich später mit der anderen Körperseite durch einen engen Gang.

Bei dem von mir untersuchten[1]) Pristiurus des Stadiums

1) Die von mir benutzten Pristiurus-Embryonen wurden mir

D—E zähle ich an Sagittalschnitten 11 beiderseits von einander abgegrenzte Urwirbel (Fig. 11 I bis XI).

Der vorderste dieser Reihe (Fig. 11 I) liegt etwa um das $2^1/_2$fache seiner Länge von dem Hinterrand des löffelförmigen Kopftheiles entfernt. Durch Verfolgen der Sagittalserie findet man, dass im Bereiche des Kopflöffels der Darm nach oben und den Seiten sich stark erweitert (Fig. 11 D). Nach vorne von dieser Verbreiterung endet der Darm mit einem schmalen spitz zulaufenden Abschnitt.

Im vordersten Theil des Mesoderms kann ich nun weder auf Quer- noch auf Sagittalschnitten eine so ansehnliche, einheitliche Höhle, wie ich sie nach Balfour (2) erwartet hätte, sehen. Die Untersuchung der betreffenden Sagittalschnitte ergiebt, dass 2 kleine gut unterscheidbare, im Längsschnitt ovale Höhlen hinter einander im cranialen Endtheile des Mesoderms liegen (Fig. 12, *2* u. *3*). Von der vorderen dieser Höhlen (*2*) geht ein feiner Spalt (*s*) caudalwärts bis in die Nähe der anderen Höhle (*3*), ob er in sie einmündet, blieb mir zweifelhaft. Die hintere Höhle (*3*) liegt über der vorderen Hälfte der Darmausbuchtung. Caudalwärts setzt auch sie sich in einen feinen Spalt fort. Dieser (*s'*) erstreckt sich bis in die Mitte eines Bezirkes, welcher von radiär gestellten Zellen begrenzt ist (Fig. 12, *4*). Er liegt nach vorne und lateral von der Kuppe des erweiterten Darmtheils. Am caudalen Abhange dieses Darmabschnittes ist ein zweites derartiges Gebilde sehr deutlich zu sehen (Fig. 11, *5* und Fig. 12, *5*).

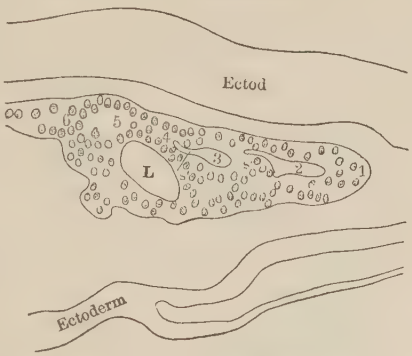


Fig. 12. Theil eines Sagittalschnittes durch denselben Pristiurus, dem Fig. 11 entnommen ist, bei stärkerer Vergr. Der in Fig. 12 dargestellte Schnitt liegt weiter lateral als der in Figur 11 dargestellte. *L* = Lücke im Mes. entspr. der Verbreiterung des Darms (vgl. *D* in Figur 11), *1—6*, *s* u. *s'* siehe Text.

An dieses schliessen sich caudalwärts noch drei weitere an;

---

ebenfalls von Herrn Dr. Sobotta conservirt überlassen. Sie stammen gleichfalls aus Neapel.

das vorderste derselben ist in Figur 12 zu sehen (*6*), das hinterste in Figur 11 (*8*).

Es ist also in diesem Stadium das vor dem vordersten gut abgegrenzten Somiten gelegene Mesoderm in 7 Abschnitte, Segmente, gegliedert. Die beiden vordersten derselben sind jedenfalls die Anlagen der 2. und 3. Kopfhöhle. Die 1. Kopfhöhle wird sich aus der in Fig. 11 und 12 mit *1* bezeichneten Parthie des Mesoderms später entwickeln.

Auf die Frage, wie die Segmente 4—8 aufzufassen sind, gehe ich nicht ein, ich will hier nur nochmals auf die von Sewertzoff (27) aufgestellte Behauptung hinweisen, dass die Segmentirung des Mesoderms zu Urwirbeln bei Torpedo in caudaler und rostraler Richtung fortschreitet, sowie darauf, dass Sewertzoff (27) die 1., 2., 3. Kopfhöhle der Squaliden für homolog mit dem prämandibularen, mandibularen, spirakularen Segment von Torpedo erklärt.

Embryo = Stadium II. F. Balfour-Ziegler.

Das Oberflächenbild Fig. 2, Tafel XX des untersuchten Embryos unterscheidet sich wenig von dem des von Ziegler (34) als Repräsentanten des Stadiums F.-Balfour's abgebildeten.

Die Aufrichtung der Schwanzlappen ist, wie der Vergleich meiner Abbildungen 1 und 2 zeigt, gegenüber dem Stadium D ziemlich weit fortgeschritten. Am vordersten Ende ist rechts die Augenblase sichtbar; dahinter liegt eine zweite flache Vorwölbung, welche nach Ziegler (34) die Kiemengegend andeutet.

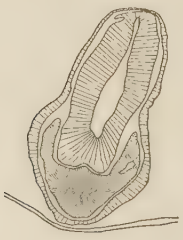


Fig. 13. Schnitt 32. Vergr. 25 mal.

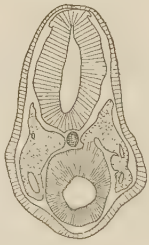


Fig. 14. Schnitt 42. Vergr. 25 mal.

Sowohl am unzertheilten Embryo (bei durchfallendem Licht beobachtet), als auch bei Durchsicht der Serie findet man 12 völlig abgegrenzte Urwirbel.

Beschreibung der Querschnitte.

Getrennte Schnittflächen erhalten wir diesmal nur in den ersten 19 Schnitten, dann erfolgt ventral die Vereinigung, während dorsal die Medullarrinne noch durch eine Reihe von Schnitten offen bleibt. Die Anlage der Ganglienleiste findet sich am Vorderrande in ziemlicher Ausdehnung.

Das Entoderm erscheint in dieser Serie einige Schnitte weiter vorn als das Mesoderm; letzteres steht von seinem cranialen Ende an mit dem Entoderm in Verbindung. Fig. 13 zeigt einen der ersten Schnitte, welche Entoderm und Mesoderm enthalten. Die in der Figur sichtbare Chorda-Anlage erstreckt sich in diesem Embryo nicht bis zum Vorderende des Entoderms, sie verschwindet in den unmittelbar vor Figur 13 liegenden Schnitten.

Figur 14 liegt nur ein Schnitt hinter dem Vorderende des Darmlumens und 16 Schnitte hinter dem cranialen Ende des inneren Keimblattes. Der des Lumens entbehrende Theil des Darmentoderms ist also viel länger als im vorigen Stadium.

Figur 14 trifft die Längsaxe des Embryos nicht ganz senkrecht; daher sieht man auf der rechten Seite des Schnittes das Mesoderm schon gelöst vom Entoderm, auf der linken Seite aber noch im Zusammenhang mit diesem Keimblatt. Beiderseits finden wir im Mesoderm den Querschnitt der ersten ventralen Kopfhöhle. Da dieser und die benachbarten Schnitte schräg zur Sagittalebene liegen, so ist die nähere Untersuchung des vorderen Mesodermabschnitts so erschwert, dass ich sie unterlassen habe.

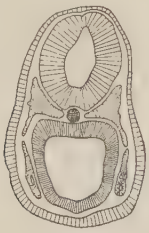


Fig. 15. Schnitt 51. Vergr. 25 mal.

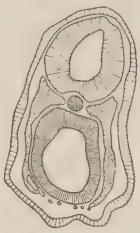


Fig. 16. Schnitt 65. Vergr. 25 mal.

Figur 16 liegt 10 Schnitte vor der Darmpforte. Das Lumen im ventralen Theil des linksseitigen Mesoderms gehört einem kleinen Hohlraum an, welcher sich einige Schnitte weiter nach vorne und hinten erstreckt. Einen ähnlichen Hohlraum finden wir in den nächsten Schnitten im rechtsseitigen Mesoderm.

Zwischen den Seitenplatten beider Körperhälften liegt in

Fig. 16 eine Reihe von (isolirten) Zellen. Diese Formation ist der erste Anfang der Gefässbildung, wie man sich leicht überzeugt durch Vergleich mit den entsprechenden Schnitten der folgenden Serie, wo ein Theil der schon ziemlich weit entwickelten Gefässanlage von solchen Zellreihen gebildet wird.

In stärkerer Vergrösserung ist ein Theil des in Figur 16 dargestellten Schnittes gezeignet in Fig. 5, Tafel XX.

Alles weist darauf hin, dass die in gegenwärtigem Stadium gebildeten Gefässzellen von Mesoderm und nur von diesem stammen. Für die Herkunft der Zellen aus den Seitenplatten spricht Folgendes: Erstens, die Richtung der Zellreihe bildet gerade die Fortsetzung der sich um den Darm herumbiegenden Seitenplatten. Zweitens, sieht man (Fig. 5, Tafel XX) Verschiedenes, was direkt auf die Herkunft der Zellen aus der Splanchnopleura spricht. Links (Fig. 5, Tafel XX bei *a*) liegt eine in Theilung begriffene Zelle, unter der Spitze des kleinen mesodermalen Lumens; sie ist mit der Seitenplatte durch eine protoplasmatische Brücke verbunden, gehört jener also eigentlich noch an. Zugleich aber bildet sie auch ein Glied in der Reihe der vier Zellen *d*, *e*, *f*, *g* und wird durch die eben erfolgende Theilung die Reihe dieser Zellen noch um ein Glied vermehren. Die Zellen *d*, *e*, *f*, *g* stehen durch Ausläufer mit einander in Verbindung. Ein lang ausgezogener Ausläufer der Zelle *d* setzt sich, was sehr bemerkenswerth ist, an der Spitze der linken Seitenplatte an. Die zwei Zellen bei *c* sind jedenfalls durch Karyokinese eben aus derselben Mutterzelle entstanden. Die etwas medial von *c* gelegene Zelle gehört schon zu den ausgetretenen Gefässzellen.

Am Darmentoderm ist gar nichts zu sehen, was auf einen Austritt von Zellen hindeuten könnte.

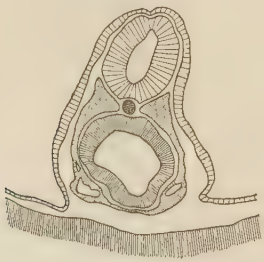


Fig. 17. Schnitt 75. Vergr. 25 mal.

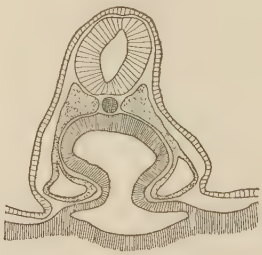


Fig. 18. Schnitt 81. Vergr. 25 mal.

Fig. 17 liegt nur wenig hinter Fig. 16. Der Schnitt trifft

den vordersten Theil des Coeloms, welches aber nur einen kleinen Theil des ventralen Mesoderms einnimmt. Die Seitenplatten beider Körperhälften haben sich unter dem Darm vereinigt. Doch besteht diese Vereinigung nur im Bereich von 4 Schnitten. Die Coelomhälften beider Seiten hängen noch nirgends zusammen.

Fig. 18 ist der 6. der auf Fig. 5 folgenden Schnitte. Das Coelom ist auch hier noch unansehnlich, vergrössert sich aber caudalwärts schnell.

Der folgende Theil der Serie weicht nur wenig von den entsprechenden Schnitten des vorigen Stadiums ab. Das Coelom erreicht noch grössere Ausdehnung als dort, der Darm verschmälert sich dementsprechend noch mehr.

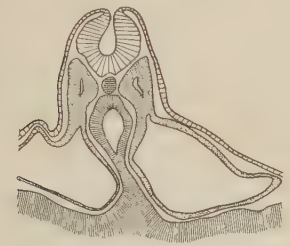


Fig. 19. Schnitt 118. Vergr. 25 mal.

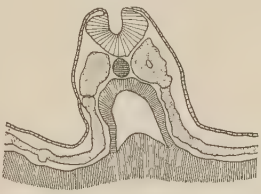


Fig. 20. Schnitt 174. Vergr. 25 mal.

Fig. 21 stellt einen Schnitt durch die beiden Schwanzlappen dar. Wir sehen das Mesoderm in Verbindung mit dem Entoderm.

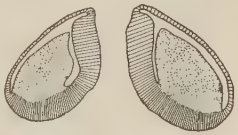


Fig. 21. Schnitt. Vergr. 25 mal.

Einen Pristiurus von ungefähr demselben Stadium, wie die eben beschriebene Torp. marm. habe ich an Querschnitten untersucht. Am vordersten Theil des Mesoderms findet man jetzt schon viel ansehnlichere Höhlungen als im Stadium D-E. Im 4. Querschnitt des Mesoderms erscheint eine kleine Höhle. Diese wird in den nächsten Schnitten viel grösser und nimmt den dreiseitigen Querschnitt des Mesoderms fast völlig ein. Wo ihr Querschnitt am grössten ist, besteht er aus einem ovalen ventralen Theil und einem rundlichen dorsalen, welcher dem ventralen als lateral-oberes Divertikal aufsitzt. Gleich dahinter werden der dorsale und der ventrale Theil schmäler und trennen sich von einander. Der ventrale Theil schwindet, der dorsale aber erweitert sich etwas weiter caudal wieder zu einem ansehnlichen ovalen Lumen. Auch dieses zertheilt sich wieder wie das vorige

im Verlauf der Serie in einen dorsalen und einen ventralen Theil, welche bald schmäler werden und verschwinden.

Diese Gebilde sind offenbar die 2. und 3. Kopfhöhle. Hinter ihnen liegt die breiteste Stelle des Darmes und wird das Mesoderm beträchtlich schmäler, besonders der Seitenplattentheil, welcher im Querschnitt als dünnes stielförmiges Gebilde erscheint. Im dorsalen Theil des Mesoderms folgen caudalwärts auf die eben beschriebenen Höhlen eine Anzahl Segmente, welche ganz kleine Höhlen enthalten. Caudal von diesen Segmenten beginnt die Reihe der durch typische Urwirbelgrenzen von einander geschiedenen Somiten.

Embryo III = Stadium F—G. Balfour-Ziegler.

Der untersuchte Embryo besass vor der Einbettung eine Länge von 3,2 mm.

Oberflächenbild Figur 3, Tafel XX zeigt, dass das Centralnervensystem fast in ganzer Länge geschlossen ist, nur am Hinterende greift die seichte Inzisur, welche die Schwanzlappen trennt, etwas auf die dorsale Mittellinie über. Am Vorderende ist die Augenblase sichtbar, dahinter liegt eine zweite Vorwölbung, welche der Kiemengegend entspricht. Caudal schliesst sich die Insertion des Dotterstieles an. Die Schwanzlappen haben sich steil aufgerichtet und sich fast bis zum Ende der dorsalen Mittellinie vereinigt.

Im durchfallenden Licht zählte ich 16 gut abgegrenzte Urwirbel.

Beschreibung der Querschnitte.

Ganz vorne steht das Centralnervensystem in der ventralen Mittellinie noch offen.

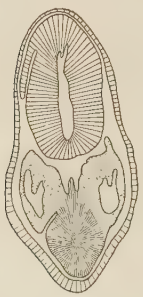


Fig. 22. Schnitt 48. Vergr. 25 mal.

Mesoderm und Entoderm reichen gleichweit nach vorne, die Chorda-Anlage ist im 3. Querschnitt des Entoderms zu erkennen.

Figur 22 zeigt mittleres und inneres Keimblatt in breiter Verbindung. Diese Verbindung besteht caudalwärts noch eine Anzahl Schnitte weiter, rostral von Fig. 22 besteht sie aber nicht. — Die Fig. zeigt beiderseits einen sehr typischen Querschnitt durch die Mandibularhöhle. Letztere habe ich an nach dem Embryo III und einem anderen von fast gleichem Stadium herge-

stellten Wachsmodellen[1]) untersucht. Beide Modelle stimmen sehr gut überein und zeigen den Bau der Mandibularhöhle sehr deutlich. Sie besteht aus einer unteren Haupthöhle und 2 dorsalen Divertikeln. Das eine derselben liegt lateral und oben und ist nach hinten umgebogen. Das andere liegt medial; es ist unbedeutender als das laterale.

Fig. 23 und 24 veranschaulichen dieses. Diese Abbildungen wurden so angelegt, dass das Modell an einer Stelle quer durchtrennt und der vordere Theil des Modells von hinten gesehen gezeichnet wurde (Figur 23), der hintere Theil dagegen von vorne gesehen (Fig. 24). Um ein Bild der Höhle zu erhalten, muss man sich also Fig. 23 und 24 richtig auf einander gepasst denken. Von dem in Fig. 23 dargestellten Theil war die Platte, welche die Höhle nach vorn abschliesst, entfernt worden.

Fig. 25 a—g stellt die complizirten Querschnitte durch die Mandibularhöhle einer Torpedo ocellata dar, welche etwas jünger ist, als die beschriebene marmorata. Man sieht an solchen Querschnitten den viel zarteren Bau der Torpedo ocell. und erkennt auf den Figuren die eigenthümlich blasige Configuration der Kopfhöhle.

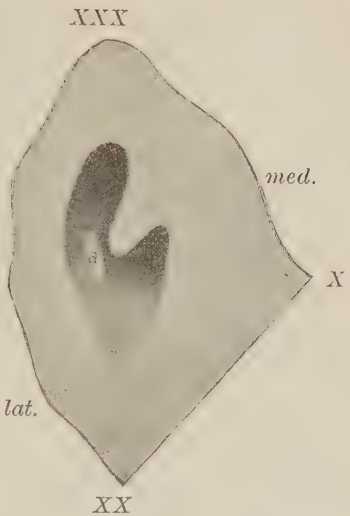


Fig. 23.

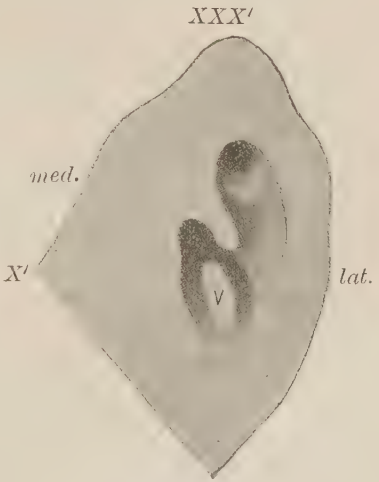


Fig. 24.

Man denke sich Fig. 24 aus d. Ebene des Papiers um 180° gedreht und X auf X', XX auf XX', XXX auf XXX' gelegt. Durch die Oeffnung v in 24 sieht man die ventrale Mandibularhöhle. Die Oeffnung a in 23 entstand durch Entfernung der die Höhle vorn abschliessenden Wachsplatte.

1) Reconstructionen mit Wachspapierplatten nach der älteren Born'schen Methode.

Ich fahre nun in der Beschreibung der Querschnitte des Embryo III fort.

Fig. 26 liegt im vorderen Theil der künftigen Kiemengegend.

In vorliegendem Stadium besteht eine ausgiebige Vereinigung der beiderseitigen Seitenplatten und Coelomhälften (Fig. 27). In der Gegend dieser Vereinigung findet eine intensive Bildung von Gefässzellen aus dem Materiale der Splanchnopleura statt. (Die

Fig. 25 a.

Fig. 25 b.

Fig. 25 c.

Fig. 25 d.

Fig. 25 e.

Fig. 25 f.

Fig. 25 g.

in der Serie zu beobachtenden Vorgänge der Gefässzellen- und Gefässbildung werde ich gleich nachher in einem besonderen Abschnitt besprechen.)

Die ventrale Vereinigung der beiderseitigen Mesodermmassen wird weiter hinten durch den entodermalen Dotterstiel aufgehoben. Der entodermale Dottergang erscheint in dorsoventraler

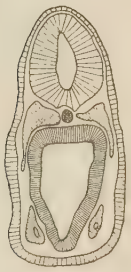


Fig. 26. Schnitt 62. Vergr. 25 mal.

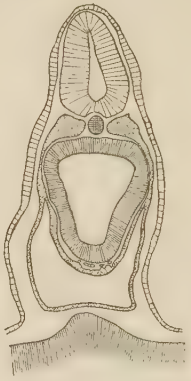


Fig. 27. Schnitt 82. Vergr. 25 mal.

Richtung stark ausgezogen. Er zeigt nicht die deutliche Einschnürung wie bei den Embryonen aus den Stadien E und F (s. Fig. 28).

In den auf Figur 28 folgenden Schnitten finden wir eine deutliche Hypochorda-Anlage in Gestalt eines niedrigen breiten Wulstes, welcher an seiner ventralen Seite mit der Darmwand verbunden ist. Diese Hypochorda-Anlage dehnt sich caudalwärts aus bis kurz vor Fig. 31.

Fig. 31 geht durch den über die Keimscheibe hinausragenden Theil des Embryos. Gleich dahinter verschmilzt die Chorda mit der Darmwand, verschwindet dann, worauf sich die Höhlen des Darmes und des Centralnervensystems mit einander verbinden. Da die Vereinigung der Schwanzlapppen seit dem Stadium F bedeutend fortgeschritten ist, so bestehen die nun folgenden Schnitte nicht mehr aus getrennten Hälften, wie im Embryo II. Ein geschlossener Canalis neurentericus ist indessen auch in diesem Stadium noch nicht vorhanden, es bestehen also die allerletzten Schnitte der Serie aus getrennten Hälften.

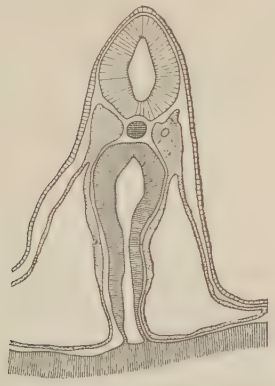


Fig. 28. Schnitt 106. Vergr. 25 mal.

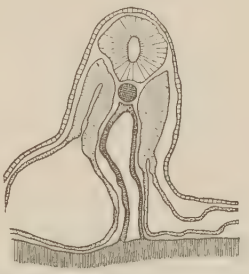


Fig. 29. Schnitt 154. Vergr. 25 mal.

Anlagen des Gefässsystems.

Dieselben erstrecken sich in diesem Stadium schon über einen ziemlich ausgedehnten Bezirk. Sie beginnen an einer kurz vor dem Vorderende des Coeloms gelegenen Stelle und finden sich noch eine Strecke weit neben den Wänden des entodermalen Dotterstiels.

Der craniale Theil der Anlage besteht aus isolirten oder in Ketten angeordneten Zellen, deren ausschliessliche Herkunft aus der Splanchnopleura mit grosser Sicherheit zu beobachten ist. (Siehe Fig. 6, Taf. XX.) An verschiedenen Stellen bilden die Gefässe kurze lückenlose Reihen, deren eines Ende mit der

Splanchnopleura zusammenhängt. Dieser Zusammenhang ist zuweilen ein mehr äusserlicher: das Schlussglied der Kette gehört nicht auch zugleich der Splanchnopleura an, es grenzt nur an diese. An anderen Stellen aber sehen wir diese Zellen gleichzeitig dem Verbande der Splanchnopleura und der erwähnten Zellkette angehören (Fig. 6, Taf. XX, *a*); sie sind offenbar im Begriff aus dem Gefüge der Seitenplatte auszutreten.

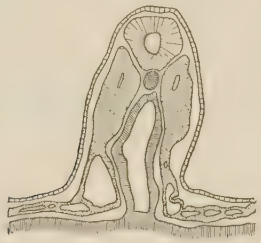


Fig. 30. Schnitt 171. Vergr. 25 mal.

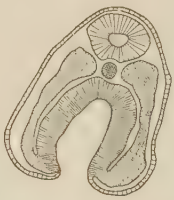


Fig. 31. Schnitt 240. Vergr. 25 mal.

Auch viele Zellen, welche nicht das Schlussglied einer Kette sind, treten aus der Splanchnopleura aus. Eine Anzahl isolirter Zellen liegt auch schon frei in dem Raum zwischen Splanchnopleura und Darmwand.

Das Wachsthum der Gefässzellenreihen geschieht sowohl durch Theilung der schon vorhandenen Gefässzellen, als auch durch Angliederung neuer aus der Splanchnopleura austretender Elemente. In Fig. 6, Taf. XX ist rechts (*c*) ein entsprechendes Bild zu sehen.

Auf welche Weise der Austritt der Zellen aus der Splanchnopleura zu Stande kommt, konnte ich nicht mit absoluter Sicherheit feststellen. Es ist aber sehr wahrscheinlich, dass es lediglich Zelltheilungen sind, welche den Process unterhalten. Für diese Annahme sprechen Karyokinesen, wie die beiden am oberen Ende des Coeloms in Fig. 6, Taf. XX. Das eine Theilstück einer solchen Karyokinese würde ausserhalb der Seitenplatte fallen, das andere darin zurückbleiben.

Die bekannte alternirende Anordnung der Splanchnopleurozellen muss das Ausscheiden der einen Theilhälfte sehr erleichtern.

Von einer Betheiligung des Darmentoderms an der Gefässzellenbildung ist gar nichts zu sehen. Die Contour des Darmes

ist völlig glatt und scharf, keine Zelle ragt über das Niveau der anderen heraus. Auch sind keine Karyokinesen vorhanden, welche irgendwie mit der Gefässzellenbildung in Verbindung gebracht werden könnten.

In der eben beschriebenen Gestalt erstreckt sich die Gefässanlage bis kurz vor den entodermalen Dotterstiel. Dicht vor dessen cranialer Wand ist es schon zur Bildung zweier Gefässrohre gekommen (Fig. 7*a* und *b*, Tafel XX).

Jedes der beiden Rohre besitzt eine eigene mediale Wand, was in Fig. 7 nicht so deutlich zu sehen ist, wie in den folgenden Schnitten. Die beiden Gefässstücke müssen entweder der Herzanlage oder den Subintestinalvenen angehören.

Die beiden Gefässe (*a* und *b* in Fig. 7, Taf. XX) hängen jedes mit einer weiter dorsal gelegenen Stelle der Splanchnopleura durch eine Reihe von Zellen zusammen. Diese Reihen haben (vergl. Fig. 7, Taf. XX, rechts) ihren Ursprung in der Splanchnopleura und werden sich jedenfalls den schon bestehenden Gefässbildungen angliedern.

Ausser dem Querschnitt der vor dem entodermalen Dotterstiel liegenden Gefässe finden wir in Fig. 7, Taf. XX und den folgenden Schnitten zwei andere quer getroffene Gefäss-Lumina (*c* und *d*), welche zu beiden Seiten des Dotterstiels auf dem Dotterentoderm liegen. Die Wände dieser Gefässe sind noch ziemlich lückenhaft (besonders Fig. 7, links), sie erhalten noch Zuwachs durch Zellen, welche aus der dicht über den Gefässen hinziehenden Splanchnopleura austreten. Es ist dies gerade in Fig. 7 nicht so gut sichtbar, wie auf den caudalwärts folgenden Schnitten. Vom Entoderm des Dotterstiels und der Keimscheibe sind die Gefässe (jedenfalls die Dottervenen), obwohl sie ihnen dicht anliegen, scharf abgegrenzt. Von einer Betheiligung des Entoderms an der Weiterbildung der Gefässe ist nichts zu sehen. Die beiden auf dem Dotterentoderm liegenden Gefässrohre senden an einigen Stellen Fortsätze nach oben (Fig. 7*e*, Taf. XX). Die vor dem Dottergang gelegenen Endothelstücke (*a* und *b*, Fig. 7, Taf. XX) besitzen ihrerseits nach unten gerichtete Verlängerungen (Fig. 7*f*). Diese Gebilde repräsentiren sich im Schnitt theils als Zellreihen, theils besitzen sie ein Lumen (vergl. Fig. 7, rechts und links). Es ist offenbar die Bildung

einer Verbindung zwischen dem oberen und dem unteren Gefässpaare im Gange. Diese Zwischenstücke werden von den schon vorhandenen Gefässstücken gebildet. Die Splanchnopleura giebt kein Material dazu her, sie ist gerade hier ziemlich scharf begrenzt, und ein Austritt von Zellen ist nicht zu sehen. In Fig. 7, Taf. XX, links, ist eine der Zelltheilungen, welche zur Vergrösserung der Verbindungsbrücken beitragen muss, sehr schön zu sehen.

Geht man von Fig. 7, Taf. XX, in der Serie caudalwärts weiter, so kommt man zu Schnitten, welche die Wand des Dotterstiels in der Höhe der Gefässe *a* und *b* anschneiden. An diesen Schnitten kann man ein richtiges Bild von der Anordnung der Gefässzellen natürlich nicht gewinnen.

In den ersten Schnitten, welche den entodermalen Dotterstiel in ganzer Länge treffen, finden wir als Fortsetzung der vor dem Stiel gelegenen Gefässe ovale Zellhaufen, die zu beiden Seiten des Stiels liegen.

Der Austritt von Zellen aus der Splanchnopleura findet auch in dieser Gegend des Embryos statt. Etwas weiter caudal verschwinden die Zellhaufen neben dem Dotterstiel und die Gefässe auf dem Dotterentoderm. Von hier an bis kurz vor der Stelle, wo der Embryo sich von der Keimscheibe löst, treten einzelne Zellen aus der Splanchnopleura aus. Zunächst ist es nur die ventrale Hälfte der längs des Darmes herabziehenden Splanchnopleura, aus der Zellen sich loslösen. Dieser ventrale Theil der Splanchnopleura ist dünner als der dorsale. — Weiter caudal (etwas vor Fig. 20) verschwindet dieser Unterschied, indem die Splanchnopleura von unten an bis hinauf zur Urwirbelgrenze ganz dünn ist und auf dieser ganzen Strecke Zellen an den Raum zwischen ihr und dem Darm abgiebt. Streckenweise findet man auch schon Gefässringe am Fuss des Dotterstiels.

Noch weiter hinten, in der Gegend, wo das innerembryonale Coelom fehlt, findet eine eigenthümliche und sehr intensive Bildung von Gefässzellen statt.

Neben dem unteren Ende des Dotterstiels liegen nämlich in der Splanchnopleura in vielen Schnitten Haufen mit Carmin stark sich färbender runder Zellen. Zuweilen sind diese Haufen von einem Ring platter endothelialer Zellen eng umschlossen.

Diese Zellhaufen finden sich nun zuweilen auch ausserhalb der Splanchnopleura (medial von ihr). Manchmal liegt ein solcher Ring auch zum Theil in der Splanchnopleura, zum Theil in dem Raum zwischen ihr und dem Darm. — Diese aus dem Verbande des Keimblatts herausgelangten Zellhaufen werden allmählich zu Endothelsäcken und -röhren, indem die runden Zellen aus ihnen verschwinden und nur eine äussere endotheliale Schicht übrig bleibt. Diese Schicht (das Gefässendothel) scheint sich sowohl bilden zu können, wenn der Haufen noch in der Splanchnopleura liegt, als auch später, wenn er frei in dem zwischen diesem Blatte und dem Darm gelegenen Raum sich befindet.

Am Hinterende des Embryos (vor Fig. 31 und dahinter) findet keine Bildung von Gefässzellen statt.

Eine Betheiligung des Entoderms an der Gefässbildung habe ich nirgends beobachten oder auch nur Anzeichen für die Rechtfertigung einer solchen Auffassung finden können.

Ich habe auch nichts finden können, was darauf hindeutet, dass Zellen der ventralen Gefässanlage längs des Darms zur Stelle der späteren Aortenanlage wandern. Von letzterer sind jetzt schon Spuren zu sehen. Es treten Zellen aus dem dorsalen Ende der Splanchnopleura, und wie es verschiedene Schnitte mir einigermaassen wahrscheinlich machen, auch aus dem Urwirbel aus, in den Raum neben der Hypochorda.

Embryo IV = Stadium H. Balfour-Ziegler.

Das Oberflächenbild Fig. 4, Taf. XX entspricht sehr genau der in durchfallendem Licht gezeichneten Abbildung 23 von Ziegler (34).

Entsprechend der Stelle der 3 Kiementaschenanlagen, welche wir bei Durchsicht der Serie finden, zeigt das Oberflächenbild kleine Erhebungen. Ueber diesen liegen 4 andere Vorwölbungen, welche dem Centralnervensystem angehören. Die Stelle der Pericardialanlage ist durch eine ovale helle Stelle angedeutet (vergl. Ziegler [34], Fig. 23). Die Vereinigung der Schwanzlappen hat keine besonderen Fortschritte gegenüber dem Embryo III gemacht, es besteht noch immer kein geschlossener Canalis neurentericus.

Aus der Querschnittserie ersieht man Folgendes: In der ventralen Mittellinie ist vorne das Centralnervensystem offen im Bereich der 13 ersten Schnitte. Dorsal ist es vorne völlig geschlossen.

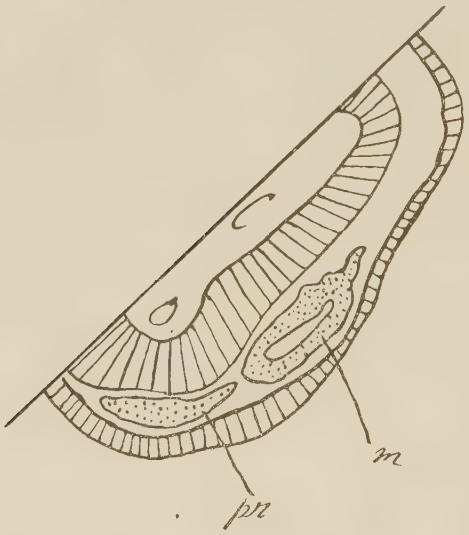


Fig. 32. Hälfte eines Querschnitts einer Torp. marm., Stadium H nach Balfour. Der Schnitt trifft gerade noch das Hinterende der Augenblase. Vergr. ca. 60 mal. *C* = Centralnervensystem. *O* = Augenblase. *m* = Mandibularsegment. *pr* = Prämandibularsegment.

Die Mandibularhöhle ist geräumig, das Vorhandensein der beiden Divertikel leicht zu erkennen In den ersten Schnitten, welche Lumen der Mandibularhöhlen enthalten, sehen wir eine halbmondförmige Zellmasse von der unteren Wand der Mandibularhöhle ausgehen und unter der Augenblase, deren hinterstes Ende hier gerade noch getroffen wird, medialwärts ziehen (Fig. 32). Dieses Gebilde ist der Querschnitt des prämandibularen Mesoderms. Verfolgt man die Serie weiter caudalwärts, so geht dabei das prämandibulare Mesoderm unmerklich ins Entoderm über (vergl. Sewertzoff [27]).

Die ventrale Gefässanlage erstreckt sich nach vorn bis zur zweiten entodermalen Kiementasche. Im Bereich dieser Tasche vereinigen sich die beiderseitigen Coelome unter dem Darm (Pericardialhöhle). In den ersten Schnitten der Gefässanlage finden wir die beim vorigen Stadium beschriebenen Ketten von Gefässzellen, dagegen nur wenige isolirte Zellen. Auch an den Schnitten dieser Serie ist die alleinige Herkunft der Gefässzellen aus der Splanchnopleura deutlich zu sehen.

Vom vorderen Ende der noch sehr schwachen 3. Kiementasche ab liegt ein endotheliales Lumen unter dem Darm, dorsal vom Coelom.

In dieser Gegend trennen sich auch die Coelome und Seitenplatten beider Körperhälften von einander.

Hinter der 3. Kiementasche besteht der Querschnitt des unter dem Darm gelegenen Gefässlumens aus einem ventralen Hauptheil und 2 dorsalen Hörnern. Von diesen Hörnern gehen in manchen Schnitten lückenhafte Zellenreihen zu einem etwas weiter dorsal gelegenen Theil der Splanchnopleura (analog Fig. 7, Taf. XX), aus welchen einige Zellen austreten.

Der Austritt von Zellen aus der Splanchnopleura erfolgt von dem Vorderende des unter dem Darm liegenden Gefässstückes bis zu der Vorderwand des entodermalen Dotterstiels nur in spärlichem Maasse. Abgesehen davon gleichen die unmittelbar hinter der 3. Kiementasche gelegenen Schnitte ganz der Fig. 7, Taf. XX. Auch die beiden Gefässe auf dem Dotterentoderm und die Verbindungsstücke mit dem unter dem Darm liegenden Gefäss sind vorhanden.

Die Schnitte, welche den entodermalen Dotterstiel in ganzer Länge treffen, sowie die weiter caudal gelegenen unterscheiden sich in Bezug auf Gefässbildung nicht von denen des Embryo III.

Unter den von mir untersuchten Marmoratae befindet sich ein Embryo, welcher sich dem oben beschriebenen ziemlich unmittelbar anschliesst.

Die 3. Kiementasche ist etwas stärker entwickelt. Das Centralnervensystem ist vorne in der ventralen Mittellinie geschlossen mit Ausnahme eines ganz kleinen Bezirkes. Das caudale Ende des Darms ist in der ventralen Mittellinie völlig geschlossen.

Die ventralen Gefässanlagen zeigen nur geringe Veränderungen.

Die Bildung der Aorten ist in vollem Gange.

Ich kann nur kurz an der Hand der Abbildungen 8 und 9, Taf. XX mittheilen, was ich darüber gefunden habe. Die Aortenzellen entstehen in der Nähe der zukünftigen Aorten, nur aus dem Mesoderm und zwar aus dem dorsalen Theil der Splanchnopleura („Uebergangsstück“, „Urwirbelcommunication“); überzeugende Bilder eines Austritts von Gefässzellen aus dem Urwirbel habe ich nicht gesehen.

Auf die älteste Torpedo marmorata, welche ich besitze, gehe ich nur ganz kurz ein, um zu erwähnen, dass ich bei ihr den eigenthümlichen Querschnitt des prämandibularen Segments

welchen Sewertzoff beschreibt und abbildet ([27] Taf. II, 12, 13), gesehen habe. Es sind 3 Kiementaschen durchgebrochen. Das prämandibulare Segment hat sich schon lange von der Chorda gelöst (Sewertzoff [27], S. 236). Die vordersten Querschnitte des prämandibularen Segments treffen nur den Mitteltheil des Segments, dessen Querschnitt ein gleichschenkeliges Dreieck bildet.

In den nächsten Schnitten plattet sich das Mittelstück ab und verlängert sich nach rechts und links sehr stark. Dann folgen Schnitte, welche die typische Hantelform zeigen: langgestrecktes Mittelstück, daran die runden Seitentheile mit ihren Höhlen. Weiter caudal verschwinden die Seitentheile wieder, es bleibt nur ein rundliches Mittelstück. Dieses legt sich dicht dem unterliegenden Ectoderm an, erhält ein Lumen und präsentirt sich so als vorderster Theil des Darms, mit welchem das prämandibuläre Segment ja zusammenhängt.

(Siehe v. Kupffer [14], Die Entwicklung des Kopfes von Ammocoetes Planerei Tafel VI und VII. Kupffer hält das prämandibulare Segment des Ammocoetes für einen rudimentären Darmtheil.)

Zuletzt will ich über die Blutbildung in dem Dotter der Torpedo marmorata erwähnen, dass schon auf einem Stadium, welches noch etwas jünger ist, als der von mir beschriebene Embryo I dieser Process intensiv begonnen hat. Man erhält bei Marmorata sehr schöne Schnittbilder dieser Vorgänge. Man überzeugt sich leicht vom rein mesodermalen Ursprung der Gefäss- und Blutzellen.

Ueberhaupt ist bei Torpedo marmorata die Gefäss- und Blutbildung sehr viel besser zu beobachten als bei ocellata, wo diese Untersuchungen, nach dem, was ich bei Torpedo ocellata gesehen habe, eminent schwierig sein müssen.

Betreff der photographischen Oberflächenbilder des Dottersacks verweise ich auf Hans Virchow (32).

Kurze Uebersicht der die Herkunft der Gefässe und des Blutes behandelnden hauptsächlichen Veröffentlichungen.

Zunächst will ich diejenigen Untersuchungen besprechen, welche sich speciell mit der Gefäss- und Blutbildung der Selachier

beschäftigen. Es kommen dabei eigentlich nur Rückert (23, 25) und C. K. Hoffmann (7, 8) und van der Stricht (31) in Betracht, da P. Mayer (16) im Wesentlichen ältere Stadien berücksichtigt hat.

Rückert (23) macht Mittheilungen über die Bildung der Gefässe im Körper von Torpedo ocellata und Pristiurus, welche zum Theil mit dem von mir Beobachteten übereinstimmen.

Ein principieller Unterschied zwischen unseren Resultaten liegt darin, dass Rückert die Gefässzellen aus Mesoderm und Entoderm herleitet.

Rückert hat den Austritt der Gefässzellen der Herzanlage aus der Splanchnopleura und die dabei stattfindende Kettenbildung beobachtet. Die aus dem Entoderm kommenden Gefässzellen stammen nach seiner Angabe aus einer knopfförmigen Verdickung der ventralen Darmwand bei Pristiurus, aus einer mehr diffusen Anschwellung derselben Stelle bei Torpedo.

Wie ich, hat Rückert beobachtet, dass hinter der Herzanlage die Gefässzellen hauptsächlich aus dem ventralen Theil der Splanchnopleura austreten.

Weiter caudal ist nach Rückert die Gefässzellenbildung besonders intensiv. Das ventrale Mesoderm enthält Gruppen runder Zellen, welche zum Theil sich in dem Raum zwischen Splanchnopleura und Darm ergiessen. Ganz hinten werden wieder weniger Gefässzellen gebildet.

Die Zellen der Aortenanlage erscheinen nach Rückert später als die des ventralen Gefässsystems. Zuerst treten die Aortenzellen im vorderen Rumpfabschnitt auf.

Rückert glaubt nicht, dass ventral entstandene Zellen dorsalwärts in die Aortenanlage wandern. Die Aortenzellen kommen nach Rückert aus der Darmwand und dem Urwirbel.

C. K. Hoffmann (8) schreibt den Gefässzellen einen rein entodermalen Ursprung zu, indem sie aus der Darmwand direct durch Umbildung derselben entstehen sollen. Da diese Angaben wenig glaubwürdig sind, und in der That auch wenig geglaubt werden, so brauchen wir auf dieselben nicht näher einzugehen.

van der Stricht (31) untersuchte die Entwicklung der Dottersackgefässe und des Blutes bei Torpedo und schreibt beiden mit Bestimmtheit einen mesodermalen Ursprung zu.

Die gesammte bis zum Jahre 1893 erschienene Literatur über Gefässe und Blutbildung der Wirbelthiere hat Mehnert (17) in sehr übersichtlicher Weise zusammengestellt. Ich bespreche daher nur noch kurz die nach dem Jahre 1893 erschienenen Arbeiten.

Davidoff (4) fand, dass bei Reptilien das Herzendothel aus den Seitenplatten stammt.

Rabaud (22) spricht sich dagegen für entodermalen Ursprung der Blutgefässe aus.

Felix' (6) genaue und ausführliche Darstellung der ersten Blutbildung bei den Salmoniden lassen keinen Zweifel über den mesodermalen Ursprung des Blutes bestehen.

H. Virchow (32) schliesst sich, was die histiogenetische Seite der Frage betrifft, an v. d. Stricht an.

Brachet (3) tritt für entodermale Entstehung von Blut und Gefässen bei Amphibien ein.

Nöldeke (17) nimmt an, dass das Endokard der Salmoniden aus Entoderm und Mesoderm stammen.

Brachet und Swaen (30) sprechen sich bei Salmoniden mit grosser Entschiedenheit für rein mesodermalen Ursprung von Blut und Gefässen aus.

Die Lehre von dem rein mesodermalen Ursprung der Gefässe und des Blutes ist bekanntlich schon in den grundlegenden Arbeiten Kölliker's (15) und Remak's aufgestellt worden. Was die Reptilien betrifft, so ist die mesodermale Abkunft kaum jemals ernstlich angegriffen worden; denn auch Mehnert (17) widerspricht ihr im Grunde nicht.

Die grosse Mehrzahl aller einschlägigen Arbeiten, insbesondere aller guten Arbeiten tritt dafür ein, dass die Kölliker-Remak'sche Theorie der Gefäss- und Blutbildung ausser bei Vögeln und Säugern auch für Selachier, Knochenfische und Reptilien zutreffe.

Soweit ich Untersuchungen über die Gefässbildung bei Selachiern angestellt habe, bin ich zu dem bestimmten Resultat gelangt, dass ausschliesslich das Mesoderm und zwar in ganz besonderem Maasse die Splanchnopleura in der Gegend der Urwirbelcommunication für diese Frage in Betracht kommt. Eine Betheiligung des Entoderms konnte ich für die

von mir untersuchten Stadien vom Torpedo marmorata vollkommen ausschliessen. Eine Gefässbildung nach Art, wie sie C. K. Hoffmann (8) für Selachier behauptet, möchte ich überhaupt für ausgeschlossen halten. Der Autor kann nur durch Schrägschnitte veranlasste Trugbilder beobachtet haben und wird durch solche getäuscht worden sein.

Zum Schlusse meiner Arbeit erlaube ich mir, auch Seiner Excellenz Herrn Geheimrath v. Kölliker meinen besten Dank auszusprechen für das freundliche Interesse, welches er an meiner Arbeit genommen, sowie für die gütige Erlaubniss, seine Privatbibliothek benutzen zu dürfen.

Erklärung der Tafel [1]).

Fig. 1. Photographisches Oberflächenbild einer Torpedo marmorata aus dem Stadium D nach Balfour. (Embryo I) Vergr. 15.

Fig. 2. Photographisches Oberflächenbild einer Torpedo marmorata aus dem Stadium F nach Balfour (Embryo II). Links die Urwirbel gut sichtbar, ebenso der Uebergang des innerembryonalen Mesoderms in das ausserembryonale. Die Keimscheibe besteht aus der landkartenähnlich gezeichneten Randzone (Blutinseln) und der gleichmässig gefärbten Innenzone. — Blastocoelknopf. — Vergrösserung 15.

Fig. 3. Photographisches Oberflächenbild einer Torpedo marmorata aus dem Stadium F—G nach Balfour (Embryo III). Vergrösserung 15.

Fig. 4. Photographisches Oberflächenbild einer Torpedo marmorata aus dem Stadium H nach Balfour (Embryo IV). Vergr. 15.

Fig. 5—9. *D* = Darm, — *So* = Somatopleura, — *Spl* = Splanchnopleura.

Fig. 5. Theil eines Querschnittes durch den in Fig. 2, dargestellten Embryo von Torpedo marmorata. Vergr. 250. *E* = Ekt., *D* = Darm, *So* = Somatopleura, *Spl* = Splanchnopleura. *a*, *c*, *d*, *e*, *f*, *g* = Gefässzellen.

1) Sämmtliche Figuren der Tafel XX sind ohne Verlangen des Autors auf die Hälfte verkleinert worden. Die angegebenen Vergrösserungen sind daher ebenfalls auf die Hälfte zu reduciren.

Fig. 6. Theil eines Querschnittes durch den in Fig. 3 dargestellten Embryo von Torpedo marmorata. Vergr. 250.

Fig. 7. Theil eines Querschnittes durch denselben Embryo. Vergr. 250. *d*, *b* = Subintestinalvenen. *c*, *g* = Omphalomesent.-Venen. *c*, *f* = in Entstehung begriffene Verbindungsstücke zwischen Venae subintest. und Venae omphalomesent.

Fig. 8. Theil eines Querschnittes durch einen Embryo von Torpedo marmorata aus dem Stadium H—J nach Balfour Vergr. 250. *ch* = Chorda, *h* = Hypochorda, *a* = Aortenanlage.

Fig. 9. Anderer Querschnitt durch denselben Embryo. Vergr. 250. Bezeichnungen wie bei 8.

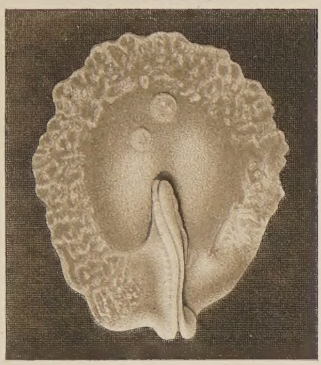
Literatur-Verzeichniss.

1. Balfour F., On the development of Elasmobranch fishes. Journ. Anat. and Phys. XI. 1878.
2. Derselbe, A Monograph on the developement of the Elasmobranch fishes. 1878.
3. Brachet, A., Recherches sur le développment du coeur, des premiers vaisseaux et du sang chez les Amphibiens urodèles (Triton alpestris). Arch. d'anat. microsc. T. II. 1898.
4. Davidoff, M., Ueber die Entstehung des endocardialen Epithels bei den Reptilien. Festschrift für Gegenbauer. 1896.
5. Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers, XV. Studie: Neue Grundlagen zur Beurtheilung der Metamerie des Kopfes. Mittheilungen aus d. zool. Station zu Neapel, Bd. IX. 1890.
6. Felix, W., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Salmoniden. Anat. Hefte Bd. VIII. Heft 3.
7. Hoffmann, C. K., Zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems bei den Selachiern. Morph. Jahrb. 20. 1893.
8. Derselbe, Zur Entwicklungsgeschichte des Herzens und der Blutgefässe bei den Selachiern. Ein Beitrag zur Kenntniss des unteren Keimblatts. Morph. Jahrb. 19. 1893.
9. Derselbe, Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierkopfes. Anat. Anz. IX. 1894.
10. Derselbe, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachii, Morph. Jahrb. 24. 1896.
11. Derselbe, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachii, ibid. 25. 1897.
12. Kastschenko, Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryos. Anat. Anz. III. 1888.

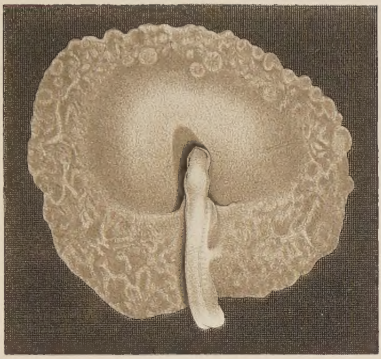
13. Killian, Zur Metamerie des Selachierkopfes. Verh. d. anat. Ges. auf d. 5. Vers. zu München 1891.
14. v. Kupffer, C., Studien zur vergleichenden Entwicklungsgsgeschichte des Kopfes der Kranioten. II. Die Entwicklung des Kopfes von Ammocoetes Planeri. 1894.
15. v. Kölliker, A., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte.
16. Mayer, P., Ueber die Entwicklung des Herzens und der grossen Gefässstämme bei den Selachiern. Mittheil. d. zoolog. Station zu Neapel Bd. VII.
17. Mehnert, E., Ueber Ursprung und Entwicklung des Haemovasalgewebes bei Emys lutaria taurica und Struthio camelus. Morphol. Arbeit Bd. VI, Heft 1.
17a. Nöldeke, Die Herkunft des Endocardepithels bei Salmo salar. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zool. 65. 1898.
18. Perenyi, Embryologie von Torpedo. Vorl. Mitthl. Zool. Anz. 1886.
19. Platt, Julia, A contribution to the Morphologie of the Vertebrate Head. based on a Study of Acanthias vulgaris. Journ. of Morphol. V. 1891.
20. Derselbe, Furthes contribution to the Morphologie of the Vertebrate Head. Anat. Anz. VI. 1891.
21. Rabl, C., Theorie des Mesoderms I. Morph. Jahrb. 15. 1889.
22. Rabaud, E., Sur l'origine entodermique des vaisseaux sanguins. Trav. du labor. Duval. Comptes rend. de la soc. de biol. Tom. III No. 31. 1897.
23. Rückert, J., Ueber die Entstehung der endothelialen Anlagen des Herzens und der ersten Gefässstämme bei Selachierembryonen. Centralbl. Bd. 8. 1888.
23. Derselbe, Zur Keimblattbildung bei Selachiern. München 1885.
25. Derselbe, Ueber die Anlage des mittleren Keimblattes und die erste Blutbildung bei Torpedo. Anat. Anz. 1887.
26. Sewertzoff, Die Metamerie des Kopfes von Torpedo. Anat. Anz. XIV. 1898.
27. Derselbe, Studien zur Entwicklungsgeschichte des Wirbelthierkopfes. I. Die Metamerie des Kopfes des Elektrischen Rochen. Bull. des Natur. de Moskou 1898.
28. Swaen, A., Etudes sur le développement de Torpedo. Arch. de Biol. Tom. VII. 1897.
29. Derselbe, Etude sur le dév. des feuillets et des premiers ilôts sanguins dans le blastoderme de la Torpille. Extraits des bull. de l'Acad. R. de Belg. 3. Ser. I. IX, 1885.
30. Swaen, A. et Brachet, A., Etudes sur les premières phases du développement des organes dérivés du mésoblaste chez les poissons téléostéens. Arch. d. biol. T. XVI. 1899.
31. van der Stricht, O., Origine des globules sanguins, de l'aorte et de l'endocarde chez les embryones de Sélaciens. Compt. rend. de la soc. de Biolog. T. III. 1896.

32. Virchow, H., Blutinseln und Gefässbezirke der Torpedo ocell. Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin. Oct. 1898.
33. Van Wijhe, Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Amsterdam 1882.
34. Ziegler, H. E., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Torpedo. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVIII. 1891.
35. Zimmermann, K. W., Ueber die Metamerie des Wirbelthierkopfes. Verhandlungen der anat. Ges. 5. Versammlung. München 1891.

2.

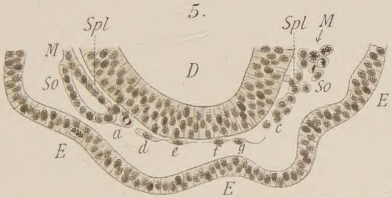


3.



1.

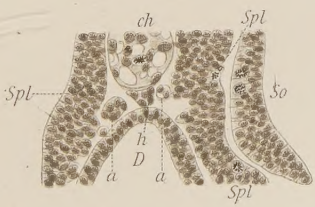
5.



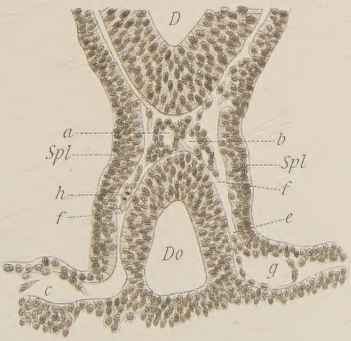
4.

6.

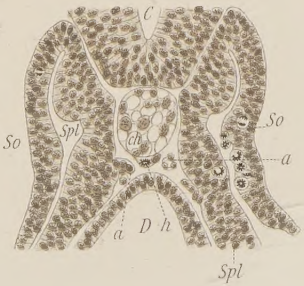
8.



7.



9.



Freytag gez.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.